碳酸氢盐处理下桑树和构树的生长、光合和抗逆性差异

李仕洪[1]，姚凯[1]，刘映良[1]，吴沿友[2*]

（1. 贵州师范大学 生命科学学院，贵阳 550025；2. 中国科学院地球化学研究所

环境地球化学国家重点实验室，贵阳 550081）

摘要：为探究喀斯特生境中，在碳酸氢盐的胁迫下 HCO_3^-对植株生长及生理特性的影响。试验以构树和桑树幼苗为研究对象，对不同浓度 $NaHCO_3$（0、15、30 mmol·L^{-1}）处理下植株的生长情况、光合能力、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量和细胞膜系统损伤情况进行研究。结果表明：（1）在 HCO_3^-处理下，构树和桑树的生长和光合能力均受到抑制，叶片细胞内均发生显著的抗氧化和抗渗透胁迫生理响应。（2）HCO_3^-对构树和桑树生长的抑制作用与其浓度有关，并有显著差异性（$P < 0.05$）。（3）30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理对植株生长、光合、抗氧化酶系统和渗透调节系统的抑制作用以及植物细胞的损伤情况要显著强于 15 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理的效果。（4）同等浓度的 HCO_3^-处理下，构树的生长、光合能力、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量显著高于桑树，其叶片细胞损伤情况显著低于桑树。综上结果均表明，构树对碳酸氢盐胁迫的耐受能力要优于桑树。该研究为阐明桑科植物对喀斯特环境适应机制提供科学支撑。

关键词：桑树，构树，碳酸氢盐，抗氧化酶，渗透调节，细胞损伤

中图分类号：Q946 **文献标识码：**A 文章编号：

Differences in growth, photosynthesis and physiological resistance of *Morus alba* and *Broussonetia papyrifera* under bicarbonate treatments

LI Shihong[1], YAO Kai[1], LIU Yingliang[1], WU Yanyou[2*]

(1. *School of Life Sciences*, *Guizhou Normal University*, 550025 Guiyang, China; 2. *State Key Laboratory of Environmental Geochemistry*, *Institute of Geochemistry*, *Chinese Academy of Sciences*, 550081 Guiyang, China)

Abstract: To investigate the effects of HCO_3^- on the growth and physiological characteristics of plants under the stress of bicarbonate in karst environment. The growth, photosynthetic capacity, antioxidant enzyme activity, osmotic regulating substance content and cell membrane damage of *Broussonetia papyrifera* seedlings and those of *Morus alba* seedlings under three different concentrations of $NaHCO_3$ (0,

---

基金项目：国家自然科学基金项目（U1612441）；国家重点研究发展计划（2016YFC0502602）；国家自然科学地区基金项目（31760124）；贵州师范大学资助博士科研项目（11904/0517067）；国家自然科学基金委员会-贵州省人民政府喀斯特科学研究中心项目（U1812401）[Supported by National Natural Science Foun-dation of China (U1612441); National Key Research and Development Plan(2016YFC0502602); National Natural Science Regional Fund Project (31760124); Guizhou Normal University Funded Doctoral Research Project (11904/0517067); Joint Fund of National Natural Science Foundation of China and the Karst Science Research Center of Guizhou province (Grant No. U1812401)]。

第一作者：李仕洪（1998-），硕士研究生，研究方向为植物生态学，（E-mail）2752390486@qq.com。

***通信作者：**吴沿友，博士，研究员，研究方向为喀斯特植物适生生理，（E-mail）wuyanyou@mail.gyig.ac.cn。

15，30 mmol·L^{-1}, respectively) were examined in the present study. The results were as follows: (1) Under HCO_3^- stress, the growth and photosynthetic capacity of *Broussonetia papyrifera* and *Morus alba* seedlings were significantly inhibited, accompanying the physiological responses of leaf cells to antioxidant and osmotic stress were significant. (2) The inhibitory effect of HCO_3^- on the growth of *Broussonetia papyrifera* and *Morus alba* was concentration-dependent, and showed a significant difference among examined concentrations ($P < 0.05$). (3) The inhibitory effects of the growth, photosynthesis, antioxidant enzyme system and osmotic regulation system and the damage of plant cells under 30 mmol·$L^{-1}HCO_3^-$ treatment were significantly stronger than that of 15 mmol·$L^{-1}HCO_3^-$ treatment. (4) Under the same concentration of HCO_3^-, the growth, photosynthetic capacity, antioxidant enzyme activity, osmotic regulating substance content of *Broussonetia papyrifera* were significantly higher than those of *Morus alba*, and its leaf cell damage was significantly lower than that of *Morus alba*. The results mentioned above indicate that HCO_3^- inhibits the growth, photosynthesis and resistance physiology of *Morus alba* and *Broussonetia papyrifera* under bicarbonate stress, and the tolerance of *Broussonetia papyrifera* to bicarbonate stress is better than that of *Morus alba*, which means that *Broussonetia papyrifera* is more adaptable to the environment of bicarbonate stress. This study provides scientific support for the adaptation mechanism of Moraceae to karst environment.

Key words: *Morus alba*, *Broussonetia papyrifera*, bicarbonate, antioxidant enzymes, osmotic regulation, cell damage

在喀斯特生物地球系统中，由于水对石灰岩和白云石的溶蚀作用，土壤和水中形成稳定的HCO_3^-库，其浓度显著高于非喀斯特地区（Stokes & Griffiths, 2019）。根据已有研究，喀斯特河流和湖泊中，HCO_3^-的浓度通常约为 4.5 mmol·L^{-1}（Zhang et al., 2012），而钙质土壤中 HCO_3^-的浓度通常为 1~5 mmol·L^{-1}（McCray & Matocha, 1992）。此外，在环境 pH 值大于 7 时，HCO_3^-的浓度通常高于二氧化碳浓度的数倍（Hussner et al., 2016）。由于喀斯特地区的土壤和水中均含有较高浓度的HCO_3^-，探究其对喀斯特生境植物的影响具有重要研究意义。

在 NaCl、$NaHCO_3$、Na_2CO_3 等盐碱胁迫下，植物体内生理活动易受到干扰，造成渗透胁迫和离子胁迫等生理胁迫，并影响其正常的生长发育（朱虹等，2009；Ahmad & Sharma, 2010）。通常将中性盐胁迫称为盐胁迫，而将碱性盐胁迫称为碱胁迫，且碱胁迫对植物的破坏作用明显大于盐胁迫（石德成和殷丽娟，1993；Lu et al., 2009）。碳酸氢盐属于碱性盐，在土壤中大量释放出 HCO_3^-，土壤的 pH 值升高，使植物同时受到碱胁迫和高 pH 值胁迫（Hartung et al., 2002；李彬等，2005；Chen et al., 2012 ）。HCO_3^-在环境中对植物的生长具有多重作用。首先，在高浓度 HCO_3^-的作用下，植物细胞内的 SOD、POD、CAT 等抗氧化酶活性升高，表现出明显的胁迫生理响应（窦艳艳等，2008）。其次，HCO_3^-对植物获取多种矿质元素都有显著的影响，可以使植物体内的 Na^+浓度上升，而 Fe^{2+}、Zn^{2+}、Ca^{2+}、Mg^{2+}、Mn^{2+}、Cu^{2+}和 K^+等金属离子的含量下降（Michael et al., 2012）。更重要的是，HCO_3^-是植物碳同化的碳源（Salbitani et al., 2020），尤其是胁迫条件下气孔关闭时，根际HCO_3^-占植物吸收的碳的很大比例（Keeley et al., 1984），植物从根际获取用于光合的可溶性无机碳(DIC) 约占植物在干旱胁迫下获取总碳的 20%（Rao & Wu, 2017）。除作为光合作用底物外，HCO_3^-还可直接对光合系统的结构和功能的完整性产生作用。在光合作用反应过程中，HCO_3^-紧密结合在 PS II 的反应中心内，对其电子间的传递起到重要作用，提高光合作用速率（Tikhonov et al., 2018）。另外，较高浓度的 HCO_3^-还可通过影响植株内还原态铁离子的数量，降低叶绿体的含量（Shahsavandia et al., 2020）。可知 HCO_3^-对植物生长、细胞内抗氧化酶活性、光合作用等都有重要的作用，因此，探究不同浓度 HCO_3^-对植物生理特性的影响，对植物在喀斯特环境中适应机制的研究具有重要意义。

桑科植物是喀斯特地区常见的典型先锋植物之一（Wu et al., 2009）。其中，桑树（*Morus alba*

L.）为桑科桑属落叶乔木，有丰富的种质资源，可适应较强的胁迫条件并具有水土保持和美化环境的生态功能，因此受到广泛的关注（任迎虹等，2017）。同为桑科植物的构树（*Broussonetia papyrifera* L.），是一种分布较为广泛的落叶乔木，其生长速度快、适应性强，具有耐旱、耐盐、耐贫瘠等特性，常用于土壤植被修复（高肖卡，2020；Tian et al., 2020）。然而，目前尚未见探究两者在不同浓度 HCO_3^-处理下生理特性差异的相关报道，因此，本研究以 2 种桑科植物（构树和桑树）为研究对象，依托人工气候温室进行幼苗培育，采用碳酸氢盐模拟胁迫的方法，通过分析不同浓度碳酸氢盐处理下构树和桑树的生长特性和生理生化指标的变化，拟探讨以下问题：（1）HCO_3^-胁迫下构树和桑树的生理响应机制是怎样的？（2）构树和桑树响应 HCO_3^-胁迫有何差异性？（3）构树和桑树对 HCO_3^-胁迫的耐受能力如何？以期为阐明桑科植物对喀斯特环境的适应机制提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料培养

本实验采取从种子萌发开始的材料培养方式。本实验的构树种子收集于贵州省贵阳市中国科学院地球化学研究所老所园区；桑树种子收集于贵州省贵阳市贵州省农业科学院。选取籽粒饱满的种子，置于盛有一定体积的珍珠岩的育苗盒中，种子上覆盖一薄层的珍珠岩，育苗盘的盛水盒中注入一定量的蒸馏水，以不浸泡种子为宜。培养室温度为 25 ℃，湿度为 50%~60%，光照时间为 12 h。约 12 d 左右，种子开始萌发。待幼苗出现 4 片叶片时，选取生长均一、茁壮的幼苗移植到 12 孔育苗盒中。每个育苗盒栽培 2 株幼苗，保持适当间距，确保幼苗生长至适宜实验要求的过程中，互不干扰，移苗后，将种植有植株的育苗盒置于人工气候室内，设置光周期为 12 h，光合有效福射（PPFD）为 300 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$，日间气温保持为 25 ℃，夜间气温保持为 20 ℃，相对湿度为 55%~65%。桑树和构树幼苗均采用水培方式进行培养，以 1/2 浓度的霍格兰营养液为植物幼苗提供营养和水分。

1.2 碳酸氢盐胁迫处理

待植物的株高达到 16cm~18cm 时，在营养液中加入不同浓度的 $NaHCO_3$ 制成处理液并将其酸碱值调为 pH 7.8，进行碳酸氢盐处理实验。共设置 3 个浓度（0、15、30 $mmol \cdot L^{-1}$）梯度的碳酸氢盐，Na^+在本试验浓度中对植物的生长和光合能力没有明显的抑制作用和影响，HCO_3^-在本试验起着主要影响作用。设置好浓度梯度后，每天在固定时间对 $NaHCO_3$ 溶液进行更换。间隔一天，测量植株的各项生长指标和光合指标，并采集 2 片宽度在 80 mm 左右的叶片，于-80 ℃条件下冷冻保存，供后续测量植株叶片在碳酸氢盐胁迫下的各项生理生化指标。每个指标均重复测定 3 次。

1.3 植株生长参数测定

为了测量碳酸氢盐作用下构树和桑树生长指标的动态变化，本研究采取测量植株地上部分的各项指标来分析、评估植物的生长情况。该测量过程应尽量避免影响植物的正常生长。碳酸氢盐处理后，分别于第 0、2、4、6、8、10、12 d 对植株的生长指标进行测量。本实验选取株高（H）、基茎（D_b）、叶片数（N）和大于等于 80 mm 叶片宽度的叶片数（N_{80}）做为判断植物生长情况的各项指标。

1.4 植株叶片光合指标测定

进行碳酸氢盐胁迫处理后，分别于第 0、2、4d、6、8 d 对植株的光合指标进行测定，测定时间固定于下午的 14:00-16:00，避开植物可能产生午休现象的时间。使用进口 LI-6400XT 便携式光合测量系统（*LI-COR*，Lincoln，NE，USA）对植株叶片的净光合速率（P_n）、气孔导度（g_s）、二氧化碳浓度（C_i）和蒸腾速率（E）进行测定。气孔限制值（L_s）由公式 $L_s = 1 - C_i / C_a$（C_a为空气中 CO_2 浓度）计算得出（Farquhar & Sharkey, 1982；韩瑞宏等，2007）。

1.5 植株叶片抗氧化酶活性测定

酶液的提取参照彭方仁等（2007）的方法；超氧化物歧化酶（SOD）活性测定参照 Zhang 等（2000）的方法；过氧化物酶（POD）活性测定参照 Zhang 等（2000）的方法；过氧化氢酶（CAT）

活性测定参照 Aebi（1984）的方法。

1.6 植株叶片渗透调节物质含量测定

脯氨酸含量测定参照 Lei 等（2007）的方法；可溶性糖含量测定参照邹琦（2003）的方法。

1.7 硫代巴比妥酸反应物（TBARS）测定

参照 Heath 和 Packer（1968）**的方法。**

1.8 数据统计与分析

文中数据采用 Microsoft Excel 2019 进行基础数据整理，用 IBM SPSS Statistics 20.0 进行双因素方差分析检验不同树种和不同 $NaHCO_3$ 浓度对植株的生长情况、光合能力、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量和细胞膜系统损伤情况等影响的显著性，用独立样本 t 检验不同树种之间的生长情况、光合能力、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量和细胞膜系统损伤情况等影响的显著性，测定不同处理方式间在 0.05 水平上差异的显著性水平，运用 Origin 2019b 32Bit 绘制图表。

2 结果与分析

2.1 碳酸氢根处理对构树和桑树生长指标的影响

由表 1 可知，同一树种不同浓度 HCO_3^- 处理下，随着浓度的增加，30 mmol·L^{-1} HCO_3^- 处理下构树和桑树的生长指标受抑制作用强于 15 mmol·L^{-1} HCO_3^- 处理的效果，并且 15 mmol·L^{-1}HCO_3^- 和 30 mmol·L^{-1}HCO_3^- 处理下构树和桑树的各项生长指标均与对照组有显著差异（$P < 0.05$）。不同树种同一浓度 HCO_3^- 处理下，构树在 15 mmol·L^{-1} HCO_3^- 处理下的生长指标显著高于桑树（$P < 0.05$），表明构树抗 HCO_3^- 胁迫能力优于桑树，适应能力更强，也显示构树对较低浓度碳酸氢盐处理的适应能力更强。

表 1 碳酸氢根处理 8d 后桑树和构树的生长指标

Table 1 Growth indices of *Morus alba* and *Broussonetia papyrifera* after 8 days HCO_3^- treatments

物种 Species	生长增量 Growth increment	对照 Control	15 mmol·L^{-1} HCO_3^-	30 mmol·L^{-1} HCO_3^-
桑树 *Morus alba*	株高ΔH (cm)	6.80±0.54Aa	1.81±0.17 Bb	1.73±0.13 Bb
	基径ΔD_b(mm)	0.59±0.03Ba	0.21±0.05Bb	0.22±0.02Ab
	叶片数ΔN (n)	2.67±0.15Aa	1.33±0.58Ba	0.33±0.58Bb
	70 mm<叶片数ΔN_{70} (n)	2.33±0.58Aa	0.67±0.58Bb	0.00±0.00Bc
构树 *Broussonetia papyrifera*	株高ΔH (cm)	5.87±0.42Ba	3.43±0.13Ab	1.84±0.26Ac
	基径ΔD_b(mm)	0.74±0.02Aa	0.57±0.04Ab	0.21±0.03Ac
	叶片数ΔN (n)	2.67±0.58Aa	2.33±0.58Aab	1.33±3.58Ab
	70 mm<叶片数ΔN_{70} (n)	2.00±0.58Ba	1.33±3.58Aa	0.33±3.58Ab

注：数据为平均值±标准差。不同小写字母表示同一树种不同浓度 HCO_3^- 处理差异显著（$P < 0.05$）；不同大写字母表示不同树种同一浓度 HCO_3^- 处理差异显著（$P < 0.05$）。下同。

Note: Data are mean ± standard deviation (SD). Different lowercase letters indicate that the treatment of the same tree species with different concentrations of HCO_3^- is significantly different ($P < 0.05$); Different capital letters mean that the treatment of different tree species with the same concentration of HCO_3^- is significantly different ($P < 0.05$). The same below.

2.2 碳酸氢根处理对构树和桑树光合特征的影响

如表 2 所示，同一树种不同浓度 HCO_3^- 处理下，随着浓度的增加，构树和桑树的 P_n、g_s 和 E 均显著下降；桑树的 C_i 减小，L_s 增大，而构树的 C_i 先减少再增加，L_s 先增加后减少。30 mmol·L^{-1}HCO_3^- 处理下构树和桑树的各项光合指标受抑制程度均强于 15 mmol·L^{-1}HCO_3^- 处理下的效果，并且 15 mmol·L^{-1}HCO_3^- 和 30 mmol·L^{-1}HCO_3^- 处理下构树和桑树的各项光合指标均与对照组有显著差异（$P < 0.05$）。不同树种同一浓度 HCO_3^- 处理下，构树在 15 mmol·L^{-1} HCO_3^- 处理下的光合指标显著高于桑树（$P < 0.05$），构树光合作用受抑制的程度小于桑树。

表 2 碳酸氢根处理 8 d 后桑树和构树的光合指标

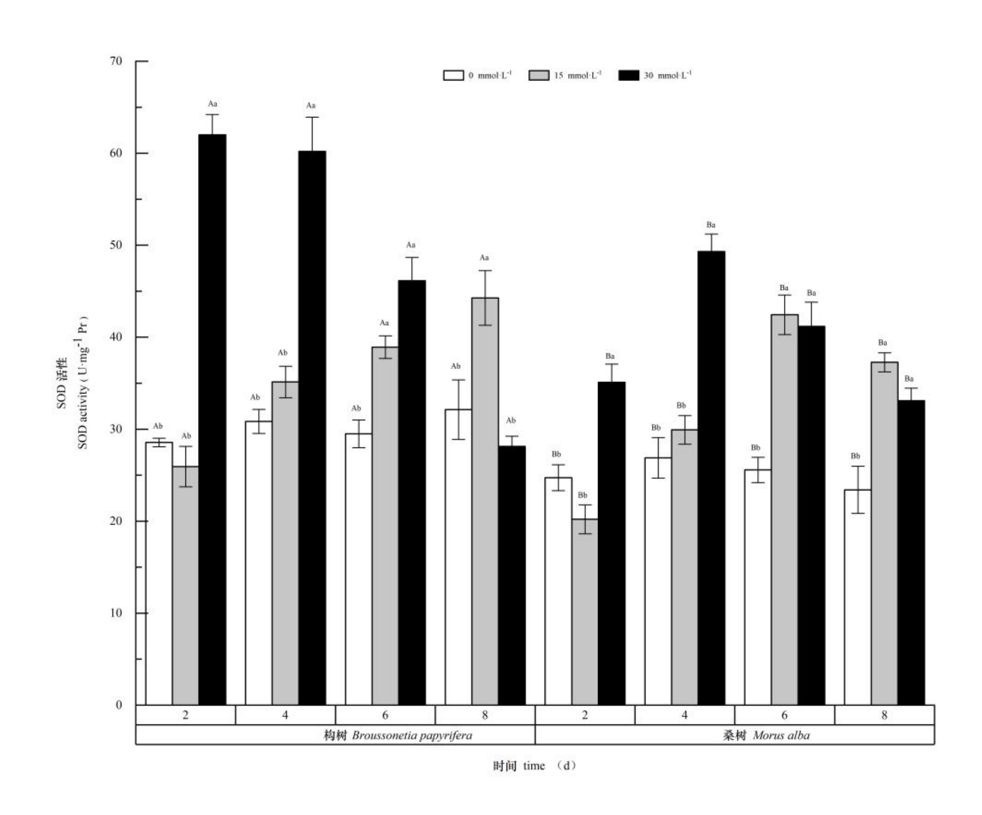
Table 2 Photosynthetic parameters of *Morus alba* and *Broussonetia papyrifera* after HCO_3^- treatments for

eight days

物种 Species	光合指标 Photosynthetic parameters	对照 Control	15 $mmol\cdot L^{-1}$ HCO_3^-	30 $mmol\cdot L^{-1}$ HCO_3^-
桑树 *Morus alba*	P_n($\mu mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$)	7.06±0.54Aa	2.26±0.15Bb	1.26±0.10Ac
	g_s($mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$)	0.16±0.01Aa	0.06±0.01Ab	0.02±0.00Ab
	E ($\mu mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$)	3.25±0.35Aa	0.99±0.10Ab	0.72±0.05Ab
	C_i ($\mu mol\cdot mol^{-1}$)	472.73±19.58Aa	372.18±13.79Bab	296.25±18.65Bb
	Ls($\mu mol\cdot mol^{-1}$)	0.21±0.02Aa	0.38±0.02Bab	0.49±0.02Bb
构树 *Broussonetia papyrifera*	P_n($\mu mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$)	8.08±0.25Aa	4.67±0.15Ab	1.73±0.12Ac
	g_s($mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$)	0.23±0.03Aa	0.12±0.01Ab	0.02±0.00Ac
	E ($\mu mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$)	3.46±0.28Aa	1.78±0.10Ab	0.58±0.02Ac
	C_i ($\mu mol\cdot mol^{-1}$)	549.38±31.01Aa	431.58±15.76Ab	469.69±19.23Ab
	Ls($\mu mol\cdot mol^{-1}$)	0.09±0.01Aa	0.28±0.03Ab	0.21±0.02Bb

2.3 碳酸氢根处理下构树和桑树的抗氧化酶活性

如图 1 所示，同一树种不同浓度 HCO_3^-处理下，随着处理浓度和时间的增加，构树和桑树叶片 SOD 活性均显著升高后下降，30 $mmol\cdot L^{-1}$ HCO_3^-处理对构树和桑树 SOD 活性的抑制作用显著强于 15 $mmol\cdot L^{-1}$ HCO_3^-处理的效果（$P < 0.05$）。不同树种同一浓度 HCO_3^-处理下，随着时间的增加，15 $mmol\cdot L^{-1}$ HCO_3^-处理下，构树叶片 SOD 活性逐渐升高，第 8 d 到达最大值；而桑树叶片中 SOD 活性在第 6d 达到最高，随后下降。30 $mmol\cdot L^{-1}$ HCO_3^-处理下，构树叶片 SOD 活性第 2 d 最高，桑树叶片 SOD 活性在第 4 d 最高，随后，两种植物叶片 SOD 值均下降。构树叶片 SOD 活性显著高于桑树（$P < 0.05$）。



不同小写字母表示同一树种不同浓度 HCO_3^-处理差异显著（$P < 0.05$）；不同大写字母表示不同树种同一浓度 HCO_3^-处理差异显著（$P < 0.05$）。数据为平均值±标准差。下同。

Different lowercase letters indicate that the treatment of the same tree species with different concentrations of HCO_3^- is significantly different ($P < 0.05$); Different capital letters indicate that the treatment of different tree species with the same

concentration of HCO_3^- is significantly different ($P < 0.05$). Data are mean ± standard deviation (SD). The same below.

图 1 在 0 mmol·L^{-1} HCO_3^-、15 mmol·L^{-1} HCO_3^-和 30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理下构树和桑树 SOD 活性的变化

Fig. 1 Activities of SOD under 15 mmol·L^{-1} HCO_3^-, 30 mmol·L^{-1} $HCO_3^-$and control treatment *Broussonetia papyrifera* and *Morus alba* leaves

由图 2 可知，同一树种不同浓度 HCO_3^-处理下，随着处理浓度和时间的增加，构树叶片 POD 活性 30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理高于 15 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理的效果，桑树叶片 POD 活性显著上升后下降，30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理对桑树叶片 POD 活性的抑制作用显著强于 15 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理的效果（$P < 0.05$）。不同树种同一浓度 HCO_3^-处理下，随着时间的增加，15 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理下，构树叶片 POD 活性从第 2d 至第 8d 持续上升，而桑树叶片 POD 活性先上升再下降再上升。30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理下，构树叶片 POD 活性从第 2d 至第 6 d 持续上升，并达到最高值，之后下降。而桑树叶片 POD 活性第 4 d 最高，之后显著下降。构树和桑树的 POD 活性有显著差异性（$P < 0.05$）。

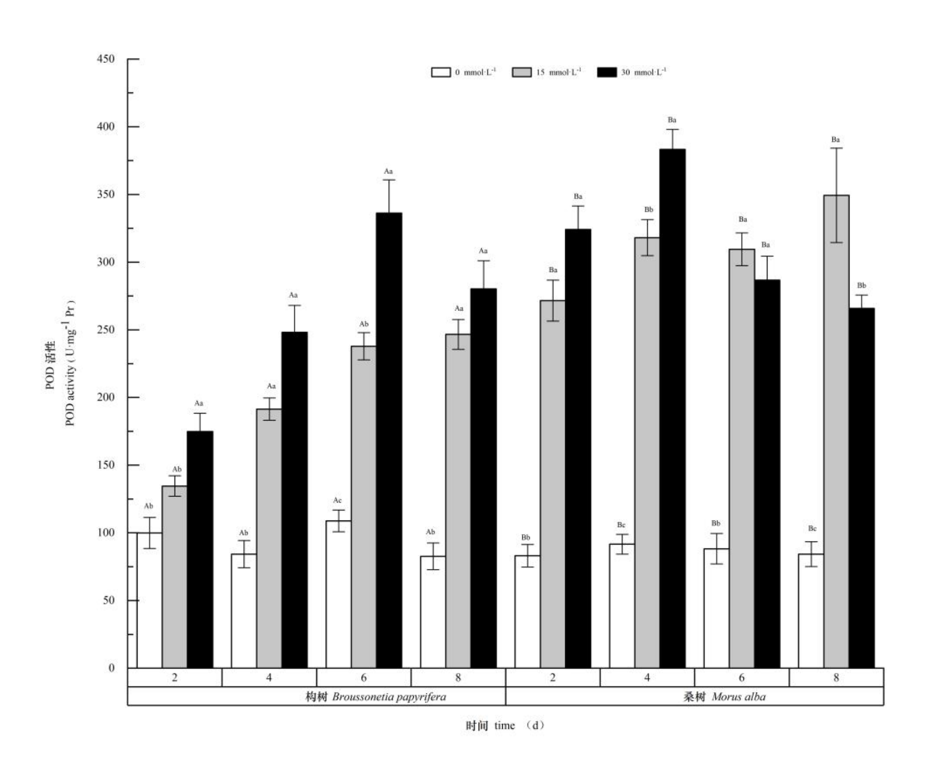


图 2 在 0 mmol·L^{-1} HCO_3^-、15 mmol·L^{-1} HCO_3^-和 30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理下，构树和桑树 POD 活性的变化

Fig. 2 Activities of POD under 15 mmol·L^{-1} HCO_3^-, 30 mmol·L^{-1} $HCO_3^-$and control treatment in *Broussonetia papyrifera* and *Morus alba* leaves

图 3 表明，同一树种不同浓度 HCO_3^-处理下，随着处理浓度和时间的增加，构树叶片 CAT 活性 30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理显著高于 15 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理的效果（$P < 0.05$），而桑树叶片 CAT 活性显著升高后又显著下降，30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理对桑树叶片 CAT 活性的抑制作用显著强于 15

mmol·L^{-1} HCO_3^-处理的效果（$P < 0.05$）。不同树种同一浓度 HCO_3^-处理下，随着时间的增加，15 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理下，构树和桑树叶片 CAT 活性均在第 6 d 最高；30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理下，构树叶片 CAT 活性从第 2d 至第 6 d 持续上升并达到最高值。而桑树叶片 CAT 活性在第 4 d 最高，之后显著下降。构树和桑树的 CAT 活性有显著差异性（$P < 0.05$）。

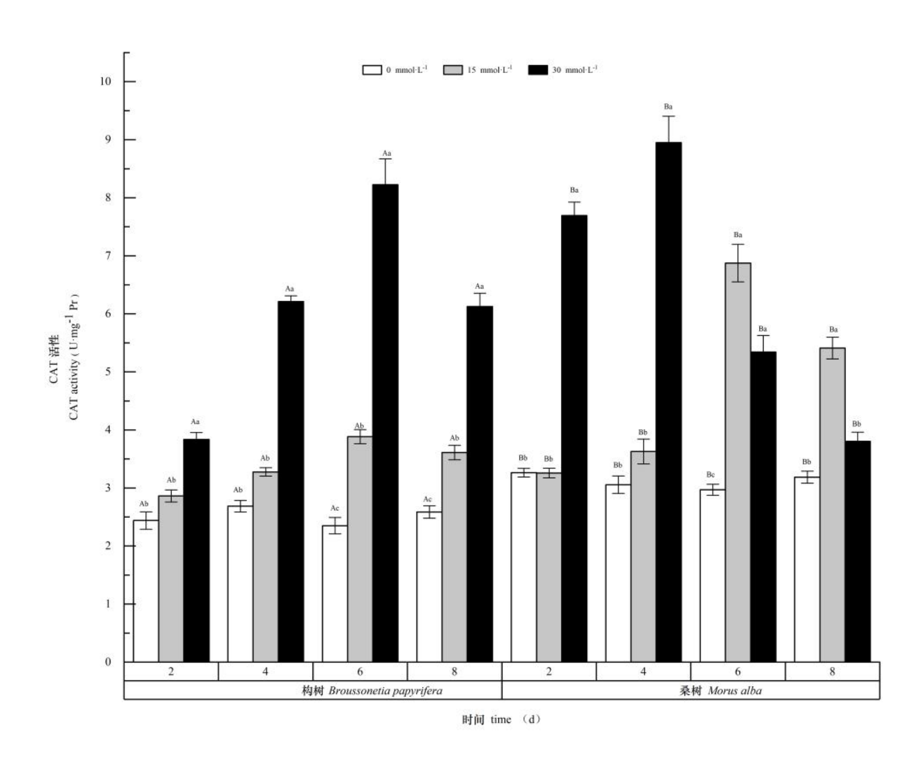


图 3 在 0 mmol·L^{-1} HCO_3^-、15 mmol·L^{-1} HCO_3^-和 30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理下构树和桑树 CAT 活性的变化。

Fig. 3 The activities of CAT under 15 mmol·L^{-1} HCO_3^-, 30 mmol·L^{-1} $HCO_3^-$and control treatment in *Broussonetia papyrifera* and *Morus alba* leaves.

2.4 碳酸氢根处理下构树和桑树的渗透调节物质含量

由图 4 可以看出，同一树种不同浓度 HCO_3^-处理下，随着处理浓度和时间的增加，构树和桑树叶片脯氨酸含量均显著上升后下降，30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理对构树和桑树脯氨酸含量的抑制作用显著强于 15 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理的效果（$P < 0.05$）。不同树种同一浓度 HCO_3^-处理下，随着时间的增加， 15 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理下，构树叶片脯氨酸含量从第 2d 至第 6d 持续升高并保持稳定，而桑树叶片中脯氨酸含量第 4d 最高，之后显著下降；30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理下，构树叶片脯氨酸含量第 2d 至第 6d 持续上升并到达最高，而桑树叶片脯氨酸含量从第 2 d 至第 8d 一直持续下降。构树和桑树的脯氨酸含量有显著差异性（$P < 0.05$）。

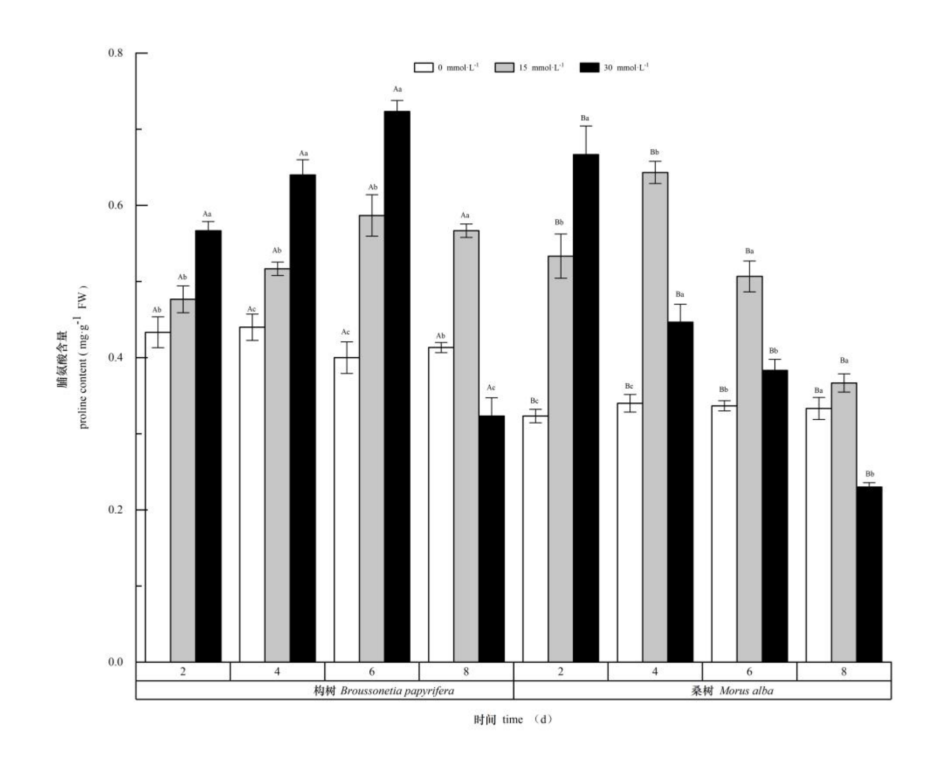


图 4 在 0 mmol·L^{-1} HCO_3^-、15 mmol·L^{-1} HCO_3^-和 30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理下构树和桑树脯氨酸含量的变化

Fig. 4 Proline content under 15 mmol·L^{-1} HCO_3^-, 30 mmol·L^{-1} $HCO_3^-$and control treatment in *Broussonetia papyrifera* and *Morus alba* leaves

如图 5 所示，同一树种不同浓度 HCO_3^-处理下，随着处理浓度和时间的增加，构树和桑树叶片可溶性糖含量均轻微升高后显著下降，30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理均对构树和桑树叶片可溶性糖含量的抑制作用显著强于 15 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理的效果（$P < 0.05$）。不同树种同一浓度 HCO_3^-处理下，随着时间的增加，15 mmol·$L^{-1}$$HCO_3^-$处理下，构树叶片可溶性糖含量在第 4 d 上升到 120 mg·g^{-1} 左右后基本保持稳定；而桑树叶片可溶性糖含量从第 4d 后开始下降；30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理下，构树叶片可溶性糖含量在第 4 d 达到最大值，随后缓慢下降；而桑树叶片可溶性糖含量从第 2 d 到第 8d 一直持续下降。

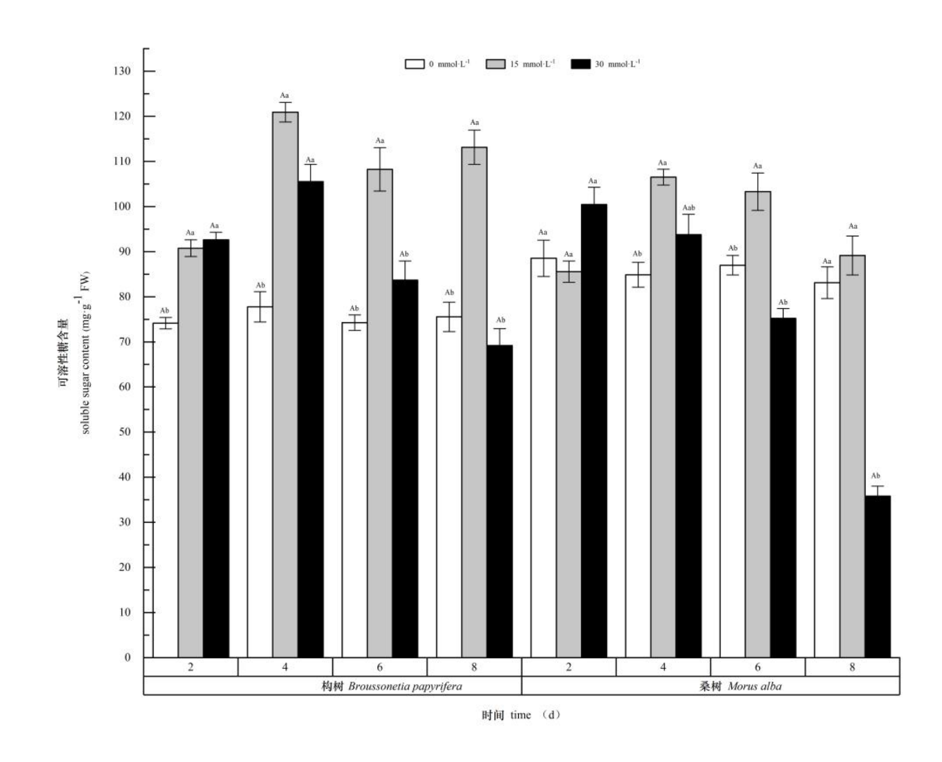


图 5 在 0 mmol·L^{-1} HCO_3^-、15 mmol·L^{-1} HCO_3^-和 30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理下构树和桑树可溶性糖含量的变化

Fig. 5 Soluble sugar content under 15 mmol·L^{-1} HCO_3^-, 30 mmol·L^{-1} $HCO_3^-$and control treatment in *Broussonetia papyrifera* and *Morus alba* leaves

2.5 碳酸氢根处理下构树和桑树的细胞损伤情况

如图 6 表明，同一树种不同浓度 HCO_3^-处理下，随着处理浓度和时间的增加，构树和桑树叶片 TBARS 含量均是 30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理高于 15 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理的效果（$P < 0.05$），所以 30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理对构树和桑树叶片细胞损伤的程度均显著高于 15 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理的结果。不同树种同一浓度 HCO_3^-处理下，随着时间的增加，15 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理下，桑树叶片 TBARS 含量显著上升，到第 4d 在稳定在 110 nmol·g^{-1}左右，TBARS 含量与对照组有显著差异（$P < 0.05$）；而构树叶片 TBARS 含量与对照组没有显著差异（$P > 0.05$）；30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理下，构树和桑树叶片中的 TBARS 含量均从第 2d 至第 8d 持续上升并到达最高。桑树的 TBARS 含量始终高于构树，因此桑树叶片细胞损伤的程度高于构树。

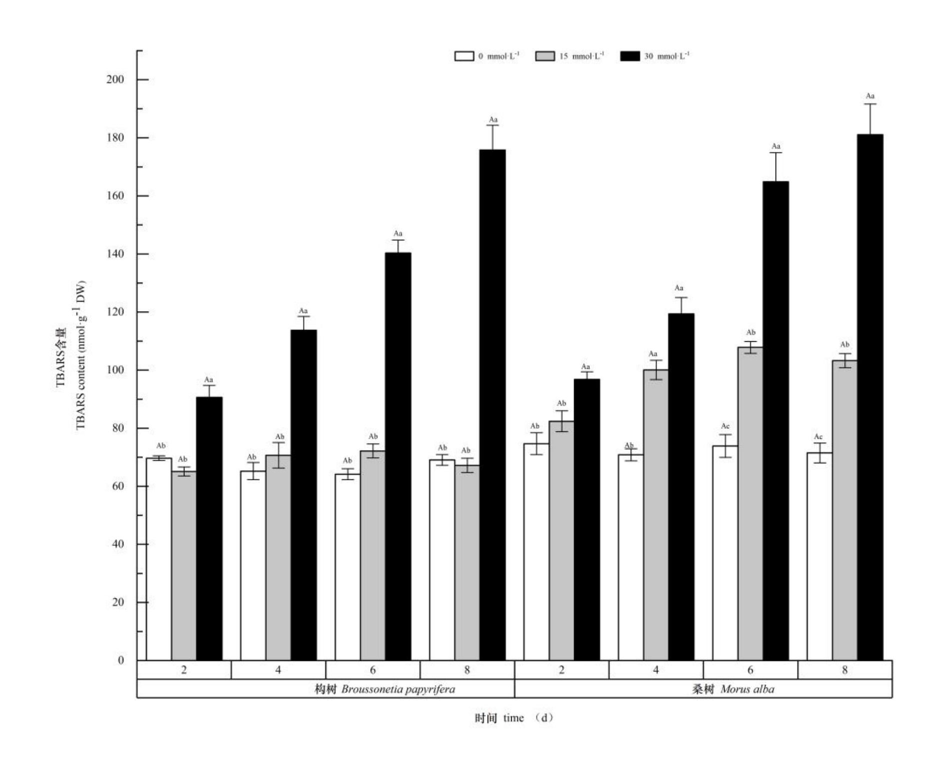


图 6 在 0 mmol·L^{-1} HCO_3^-、15 mmol·L^{-1} HCO_3^-和 30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理下构树和桑树 TBARS 含量的变化

Fig. 6 TBARS content under 15 mmol·L^{-1} HCO_3^-, 30 mmol·L^{-1} $HCO_3^-$and control treatment in *Broussonetia papyrifera* and *Morus alba* leaves

3 讨论与结论

3.1 碳酸氢根处理下构树和桑树幼苗生长的变化

碳酸氢盐处理对植物具有多方面的作用，HCO_3^-不仅能够使环境的 pH 值升高，而且能够影响植物对矿质元素的吸收（Maria et al., 2014），还能够通过渗透作用导致植物难以从环境中吸收水分；另一方面，HCO_3^-又是植物光合系统中不可缺少的成分（Terentyev & Zharmukhamedov, 2020），而且还能够通过根系的吸收成为植物进行光合作用的底物。不同浓度碳酸氢盐对同种植物、同等浓度碳酸氢盐对不同植物造成的影响都有可能是截然不同的（Hajiboland et al., 2003）。

植物的外部形态特征可以直观反映其耐盐碱胁迫能力（路斌等，2015）。本实验通过评估构树和桑树幼苗的生长指标，探究这两种植物在碳酸氢盐处理下抗碱胁迫能力。研究构树和桑树的生长指标显示，30 mmol·L^{-1} 和 15 mmol·L^{-1} $NaHCO_3$ 处理使它们的生长均受到不同程度抑制，并有停止生长的趋势。但有学者表明，30 mmol·L^{-1} 及其以下浓度的 Na^+对植物生长有促进作用（Anas & Vivekanandan, 2000；刘强等，2017），只有当 Na^+浓度大于 100 mmol·L^{-1} 时，才会对植物产生较为明显的抑制作用（Zhu, 2001；李青松等，2009；闫国超等，2020）。本研究采用浓度为 15mmol·L^{-1} 和 30mmol·L^{-1} $NaHCO_3$ 处理后，构树和桑树的生长受到抑制而非促进，可能是由碳酸氢盐中的 HCO_3^-胁迫造成的。

本实验中，30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理时，植物生长指标受抑制程度均高于其他浓度处理的结果，

可能是随着 HCO_3^- 的浓度增加，会升高 pH 导致植物根系对水和无机盐的吸收减弱（郭瑞等，2016），从而影响其正常的生长发育。此外，在 15 mmol·L^{-1} HCO_3^- 处理下，构树的生长情况要明显优于桑树，说明构树抗 HCO_3^- 胁迫能力优于桑树。

3.2 碳酸氢根处理对构树和桑树光合特征的变化

光合作用能为植物提供生长所需的物质和能量，光合速率的大小能反映植物的生长情况（Greenway & Munns, 1980；白文波等，2008）。盐碱胁迫会影响光合作用并抑制植物生长（郭书奎和赵可夫，2001）。本研究中，构树和桑树的光合指标显示，在 30 mmol·L^{-1} 和 15 mmol·L^{-1} HCO_3^- 处理下，它们的光合作用均受到不同程度抑制，在 30 mmol·L^{-1} HCO_3^- 处理时，受到抑制的程度最强。

在 $NaHCO_3$ 胁迫下，使植物光合作用受到抑制的原因可能是 HCO_3^- 带来高 pH 使植物气孔关闭阻碍了 CO_2 进入叶片引起的气孔限制，以及碱胁迫对光合器官直接的毒害引起的非气孔限制（Lauteri, 1991）。当 P_n 下降，C_i 减小，L_s 增大时，可以认为 P_n 降低的原因是气孔限制；而 C_i 升高，L_s 减小，说明是非气孔限制（Farquhar & Sharkey, 1982；Mediavilla et al., 2002）。桑树和构树在 HCO_3^- 的胁迫下，随着其浓度的增强，桑树的 P_n 和 C_i 同时减小，L_s 增大，表明气孔限制是影响桑树光合速率降低的主要因素；而构树的 P_n 下降，C_i 先减少再增加，L_s 先增加后减少，显示影响其光合速率降低的因素有气孔和非气孔限制。说明在 HCO_3^- 胁迫下，气孔限制和非气孔限制对光合作用的抑制不是相互独立的（刘建新等，2012），随着 HCO_3^- 胁迫的浓度和时间不断增加，两者对植物的影响会不断发生变化。

本研究中，在两种浓度的 HCO_3^- 胁迫下，构树和桑树的光合作用均明显下降。虽然构树受到气孔和非气孔限制，但结果显示构树光合能力受抑制的程度要低于桑树。根据吴沿友等（2011）的研究可知，这是由于构树为喀斯特适生树种，对根际 HCO_3^- 的利用能力要高于桑树。而较高的吸收根际 HCO_3^- 能力能够为植株提供更多的光合底物，有利于维持其光合能力。但桑树在高浓度 HCO_3^- 添加到根际时，受到强烈的碱胁迫，这种高渗胁迫导致其气孔进一步关闭，并降低了植物根系吸收的 HCO_3^- 的能力，使植物的光合系统和膜系统受到更严重的破坏（Cirillo et al., 2019），导致桑树的光合同化能力严重下降。所以构树的光合作用能力在 HCO_3^- 胁迫下强于桑树。

3.3 碳酸氢根处理下构树和桑树的抗氧化酶活性、渗透调节物质含量及细胞损伤情况的变化

在盐碱胁迫下，植物的抗氧化酶保护与渗透调节作用同时存在并相互协作（袁泽斌等，2020）。碱胁迫增加了高 pH 的影响，抑制了植物细胞对离子的吸收并破坏离子平衡（Guo et al., 2010；Javid et al., 2012；Lin et al., 2012），使植物体内产生活性氧簇（ROS），造成一定程度的氧化伤害（刘建新等，2008）。SOD、CAT、POD 等抗氧化酶作为植物耐 $NaHCO_3$ 的生化选择指标（Ahmad et al., 2014），能够有效还原和清除植物体内的损伤膜系统共同抵制活性氧对细胞膜系统的伤害（陈展宇等，2017；陈展宇等，2019）。可溶性糖和脯氨酸作为研究抗盐碱性指标之一，在盐碱胁迫下可以引起渗透调节物质的积累，从而维持细胞内的渗透平衡，增强细胞结构稳定性（Smirnoff & Cumbes, 1989；Bohnert & Jensen, 1996；张丽，2010）。

本研究中，构树和桑树在 $NaHCO_3$ 处理下，其抗氧化酶系统和渗透调节系统均受到影响，构树和桑树的抗氧化酶系统在碳酸氢盐胁迫处理初期均被激活以清除植株叶片内增多的 ROS。在长时间 15 mmol·L^{-1} HCO_3^- 处理下，桑树和构树 SOD、POD 和 CAT 的活性均能维持在较高水平；而 30 mmol·L^{-1} HCO_3^- 处理下，两个树种的抗氧化酶活性均在升高后下降，这说明 HCO_3^- 对构树和桑树的胁迫强度随着其浓度的升高而增强，而持久的胁迫作用使植物的代谢水平难以维持较高的抗氧化酶活性。其中，构树和桑树叶片的抗氧化酶活性指标显示，构树在 30 mmol·L^{-1} HCO_3^- 的处理下其 POD 和 CAT 的活性从第 2d 到第 6d 持续上升，并高于 0 mmol·L^{-1} HCO_3^-、15 mmol·L^{-1} HCO_3^- 的处理；而桑树在 30 mmol·L^{-1} HCO_3^- 的处理下其 SOD、POD 和 CAT 的活性第 4 d 最高，从第 6 d 开始显著下降，并始终低于 15 mmol·L^{-1} HCO_3^- 的处理。构树的抗氧化酶活性在高浓度 HCO_3^- 的胁迫下能维持植物正常代谢水平时间较长，说明构树有较强的耐碱胁迫能力（刘艳阳等，2006；高战武等，

2018）。

构树和桑树的脯氨酸和可溶性糖含量的在 15 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理下，构树的脯氨酸和可溶性糖含量逐步上升并保持稳定，渗透调节系统能维持在较高水平，而桑树却从第 4 d 开始逐步下降，不能维持其叶片内渗透调节物质的含量。在 30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理下，两个树种叶片内渗透性调节物质的含量均上升后下降。其中，构树在 30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理下脯氨酸含量从第 2 d 到第 6 d 在持续上升并到达最高，均高于其他浓度的处理；而桑树在 30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理下脯氨酸和可溶性糖含量在第 2 d 到第 8 d 一直持续下降，并始终低于 15 mmol·L^{-1}HCO_3^-的处理，表现出桑树渗透调节能力较弱。以上结果也说明构树抗氧化酶系统和渗透调节系统耐 HCO_3^-胁迫的能力均显著强于桑树。

TBARS 在一定程度上不仅能够反映细胞膜系统的损伤情况，还且还能与细胞内的蛋白质、核酸发生反应并使其变性（Smirnoff, 1993）。在本研究中，在 30 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理下，构树和桑树的细胞膜系统均受到严重的损伤，并出现持续恶化的现象。但在 15 mmol·L^{-1} HCO_3^-处理下，构树和桑树均能够通过抗氧化酶系统和渗透调节系统的作用，将细胞的损伤程度维持在一定水平，并且构树叶片细胞受到的伤害要低于桑树。

综上所述，在碳酸氢盐的胁迫下，HCO_3^-对植物光合能力、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量等均有较为显著的抑制作用，并造成了植物叶片细胞损伤，结果也显示构树抗 HCO_3^-胁迫能力要优于桑树，这为探究 HCO_3^-处理下桑树和构树的生长、光合和抗逆性差异提供了一定的科学依据，同时对保护该环境下的桑科植物也有一定的指导作用。

参考文献：

AEBI H, 1984. Catalase in vitro[J]. Method Enzymol, 105(105): 121-126.

AHMAD P, OZTURK M, SHARMA S, et al., 2014. Effect of sodium carbonate-induced salinity-alkalinity on some key osmoprotectants, protein profile, antioxidant enzymes, and lipid peroxidation in two mulberry (*Morus alba* L.) cultivars[J]. J Plant Interact, 9(1): 460-467.

AHMAD P, SHARMA S, 2010. Physio-biochemical attributes in two cultivars of mulberry (*Morus alba* L.) under $NaHCO_3$ stress[J]. Int J Plant Produc, 4(2): 79-86.

ANAS S, VIVEKANANDAN M, 2000. Influence of NaCl salinity on the behavior of hydrolases and phosphatases in mulberry genotypes: relationship to salt tolerance[J]. J Plant Biol, 43(4): 217-225.

BAI WB, LI PF, LI BG, 2008. Responses of growth and photosynthetic characteristics of *Iris lactea* var.*chinensis* under NaCl and $NaHCO_3$ stress [J]. Acta Pedol Sin, 45 (2): 328-335. [白文波，李品芳，李保国，2008．NaCl 和 $NaHCO_3$胁迫下马蔺生长与光合特性的反应[J]．土壤学报，45(2)：328-335.]

BOHNERT HJ, JENSEN RG, 1996. Strategies for engineering water-stress tolerance in plants [J]. Trends Biotechol, 14 (3): 89-97.

CHEN S, XING J, LAN H, 2012. Comparative effects of neutral salt and alkaline salt stress on seed germination, early seedling growth and physiological response of a halophyte species *Chenopodium glaucum*[J]. Afr J Biotechnol, 11(40): 9572-9581.

CHEN ZY, CHANG YT, DENG C, et al., 2017. Effects of saline-alkali habitat on antioxidant enzyme activity and biomass of sweet sorghum seedlings [J]. J Jilin Agric Univ, 39(1): 15-19. [陈展宇，常雨婷，邓川，等，2017．盐碱生境对甜高粱幼苗抗氧化酶活性和生物量的影响[J]．吉林农业大学学报，39(1)：15-19.]

CHEN ZY, FEI XY, SUN F, et al., 2019. Effects of saline-alkali stress on activities and gene expression of antioxidant enzymes of transgenic Lc-CDPK rice [J]. J Northwest Sci-Tech Univ Agric For (Nat Sci Ed) , 47(5): 15-22. [陈展宇，费小钰，孙帆，等，2019．盐碱胁迫对转 Lc-CDPK 基因水稻抗氧化酶活性及基因表达的影响[J]．西北农林科技大学学报(自然科学版)，47(5)：15-22.]

CIRILLO C, DE MV, ARENA C, et al., 2019. Biochemical, physiological and anatomical mechanisms of adaptation of *Callistemon citrinus* and *Viburnum lucidum* to NaCl and $CaCl_2$ salinization [J]. Front Plant Sci, 10(4): 742.

DOU YY, WANG BZ, ZHANG L, et al., 2008. Mitigtive effect of HCO_3^--DIC on eutrophication stress on *Vallisneria natans* [J]. Ecol & Environ, 17(4): 1581-1585. [窦艳艳，王保忠，张浏， 等，2008．碳酸氢根缓解高营养负荷下苦草(*Vallisneria natans*)胁迫的作用[J]．生态环境，17(4)：1581-1585.]

FARQUHAR GD, SHARKEY TD, 1982. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annu rev plant Physiol, 33(1): 317-345.

GAO XK, 2020. Research progress on application of *Broussonetia papyrifera* fermented feed in pigs and poultry breeding [J]. Animal industry Env, 28(12): 73. [高肖卡，2020．构树发酵饲料在猪禽养殖中的应用研究进展[J]．畜牧业环境，28(12)：73.]

GAO ZW, LIU J, LIU QY, et al., 2018. Adaptive morphological and physiological responses of Oat seedlings to stress on two basic salts ($NaHCO_3$ and Na_2CO_3) [J]. Bot Res, 7(6): 16. [高战武，刘晶，刘权昱，等，2018．燕麦幼苗对两种碱性盐($NaHCO_3$和 Na_2CO_3)胁迫的适应性形态和生理响应[J]．植物学研究，7(6)：16.]

GREENWAY H, MUNNS RA, 1980. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes1 [J]. Ann Rev Plant Physiol, 31(4): 149-190.

GUO R, LI F, ZHOU J, et al., 2016. Eco-physiological responses of linseed (*Linum usitatissimum*) to salt and alkali stresses [J]. Chin J Plant Ecol, 40(1): 69-79. [郭瑞，李峰，周际，等，2016．亚麻响应盐、碱胁迫的生理特征[J]．植物生态学报，40(1)：69-79.]

GUO R, SHI LX, DING XM, et al., 2010. Effects of saline and alkaline stress on germination, seedling growth, and lon balance in wheat[J]. Agron J, 102(4): 1252-1260.

GUO SK, ZHAO KF, 2001. The possible mechanisms of NaCl inhibit photosynthesis of Maize seedlings [J]. Acta Phytophysiol Sin, 27(6): 461-466. [郭书奎，赵可夫，2001．NaCl 胁迫抑制玉米幼苗光合作用的可能机理[J]．植物生理学报，27(6)：461-466.]

HAJIBOLAND R, YANG XE, ROMHELD V, 2003. Effects of bicarbonate and high pH on growth of Zn-efficient and Zn-inefficient genotypes of rice, wheat and rye [J]. Plant Soil, 250(2): 349-357.

HAN RH, LU XS, GAO GJ, et al., 2007. Photosynthetic physiological response of alfalfa (*Medicago sativa*) to drought stress [J]. Acta Ecol Sin, 27(12): 5229-5237. [韩瑞宏，卢欣石，高桂娟，等，2007．紫花苜蓿(*Medicago sativa*)对干旱胁迫的光合生理响应[J]．生态学报，27(12)：5229-5237.]

HARTUNG W, LEPORT L, RATCLIFFE, et al., 2002. Abscisic acid concentration, root pH and anatomy do not explain growth differences of chickpea (*Cicer arietinum* L.) and lupin (*Lupinus augustifolius* L.) on acid and alkaline soils[J]. Plant Soil, 240(1): 191-199.

HEATH R, PACKER L, 1968. Photoperoxidation in isolated chloroplasts I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation [J]. Arch Biochem Biophys, 125(1): 189-198.

HUSSNER A, METTLER-ALTMANN T, WEBER APM, et al., 2016. Acclimation of photosynthesis to supersaturated CO_2 in aquatic plant bicarbonate users [J]. Freshwater Biol, 61(10): 1720-1732.

JAVID M, FORD R, NICOLAS ME, 2012. Tolerance responses of *Brassica juncea* to salinity, alkalinity and alkaline salinity [J]. Funct Plant Biol, 39(8): 699-707.

KEELEY JE, OSMOND CB, RAVEN JA, 1984. Stylites, a vascular land plant without stomata absorbs CO_2 via its roots [J]. Nature, 310(5979): 694-695.

LAUTERI BM, 1991. Effects of salinity on stomatal conductance, photosynthetic capacity, and carbon isotope discrimination of salt-tolerant (*Gossypium hirsutum* L.) and salt-sensitive (*Phaseolus vulgaris* L.) C_3 non-halophytes [J]. Plant Physiol, 95(2): 628-635.

LEI YB, YIN CY, LI CY, 2007. Differences in some morphological, physiological, and biochemical responses to drought stress in two contrasting populations of *Populus przewalskii* [J]. Physiol Plantarum, 127(2): 182-191.

LI B, WANG ZC, SUN ZG, et al., 2005. Resources and sustainable resource exploitation of Salinized land in China [J]. Agr Res Arid Areas, 23(2): 152-158. [李彬，王志春，孙志高，等，2005．中国盐碱地资源与可持续利用研究[J]．干旱地区农业研究，23(2)：154-158.]

LI QS, Zhou CJ, SHANG HB, et al., 2009. Effects of transpiration on sodium accumulation in the shoots of winter wheat under salt stress [J]. Plant Nutr Fert Sci, 15(1): 32-40. [李青松，周春菊，尚浩博，等，2009．盐胁迫下蒸腾对冬小麦地上部钠积累的影响[J]．植物营养与肥料学报，15(1)：32-40.]

LIN J, LI X, ZHANG Z, et al., 2012. Salinity-alkalinity tolerance in wheat: seed germination, early seedling growth, ion relations and solute accumulation[J]. Afr J Agric Res, 7(3): 467-474.

LIU JX, HU HB, WANG X, 2008. Alleviative effects of exogenous nitric oxide on root growth inhibition and its oxidative damage in Rye grass seedlings under NaCl stress [J]. Bull Bot Res, 28(1): 7-13. [刘建新，胡浩斌，王鑫，2008．外源 NO 对盐胁迫下黑麦草幼苗根生长抑制和氧化损伤的缓解效应[J]．植物研究，28(1)：7-13.]

LIU JX, WANG X, JIA HY, et al., 2012. Differences in photosynthetic responses of *Lolium perenne* seedlings under NaCl and $NaHCO_3$ stress [J]. J Desert Res, 32(5): 1342-1348. [刘建新，王鑫，贾海燕，等，2012．黑麦草幼苗对 NaCl 和 $NaHCO_3$ 胁迫的光合响应差异[J]．中国沙漠，32(5)：1342-1348.]

LIU Q, WANG ZW, ZHOU XM, 2017. Osmotic Adjustments in *Lycium dasystemum* and *Lycium chinense* under $NaHCO_3$ stress [J]. J Northeast Forestry Univ, 45(2): 34-38. [刘强，王占武，周晓梅，2017．$NaHCO_3$胁迫下新疆枸杞和枸杞的渗透调节作用[J]．东北林业大学学报，45(2)：34-38.]

LIU YY, LI JZ, CHEN LEI, et al., 2006. Effects of low temperature stress on peroxidation product of membrane lipids and activity of related enzymes in wheat seedling leaves [J]. J Tritic Crops, 24 (4): 77-80. [刘艳阳，李俊周，陈磊，等，2006．低温胁迫对小麦叶片细胞膜脂质过氧化产物及相关酶活性的影响[J]．麦类作物学报，24(4)：77-80.]

LU B, HOU YM, LI XY, et al., 2015. Physiological response and salt-tolerance of *Gleditsia microphylla* under NaCl stress [J]. Chin J Appl Ecol, 26(11): 3293-3299. [路斌，侯月敏，李欣洋，等，2015．野皂荚对 NaCl 胁迫的生理响应及耐盐性[J]．应用生态学报，26(11)：3293-3299.]

LU S, ZHANG S, XU X, et al., 2009. Effect of increased alkalinity on Na^+ and K^+ contents, lipid peroxidation and antioxidative enzymes in two populations of *Populus cathayana* [J]. Biol Plant, 53(3): 597-600.

MARIA J, GARCIA MJ, GARCIA M, et al., 2014. Hypoxia and bicarbonate could limit the expression of iron acquisition genes in Strategy I plants by affecting ethylene synthesis and signaling in different ways [J]. Physiol Plant, 150(1): 95-106.

MCCRAY JM, MATOCHA JE, 1992. Effects of soil water levels on solution bicarbonate, chlorosis and growth of sorghum [J]. J Plant Nutr, 15(10): 1877-1890.

MEDIAVILLA S, SANTIAGO H, ESCUDERO A, 2002. Stomatal and mesophyll limitations to photosynthesis in one evergreen and one deciduous Mediterranean oak species [J]. Photosynthetica, 40(4): 553-559.

MICHAEL TR, TERRY JR, JUAN P, et al., 2012. Root metabolic response of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes with contrasting tolerance to zinc deficiency and bicarbonate excess [J]. Planta, 236(4): 959-973.

PENG FR, YANG YZ, ZHU ZX, 2007. Effects of drought stress on lipid peroxidation and protective enzyme systems in leaf of *Toona sinensis* from different provenances [J]. J Plant Resour Environ, 16(2): 44-47. [彭方仁，杨玉珍，朱振贤，2007．干旱胁迫对不同种源香椿叶片膜脂过氧化和保护酶系统的影响[J]．植物资源与环境学报，16(2)：44-47.]

RAO S, WU YY, 2017. Root-derived bicarbonate assimilation in response to variable water deficit in *Camptotheca acuminate* seedlings [J]. Photosynth Res, 134(1): 59-70.

REN YH, LIU SQ, QI WL, et al., 2017. Changes of super oxygen anion in mulberry varieties under water stress[J]. Guihaia, 37 (9): 1122-1129. [任迎虹，刘松青，祁伟亮，等，2017．干旱胁迫下桑树叶片中超氧阴离子的变化规律[J]．广西植物，37(9)：1122-1129.]

SALBITANI G, BOLINESI F, AFFUSO M, 2020. Rapid and positive effect of bicarbonate addition on growth and photosynthetic efficiency of the green microalgae *Chlorella Sorokiniana* (Chlorophyta, Trebouxiophyceae) [J]. Appl Sci, 10(13): 4515.

SHAHSAVANDIA F, ESHGHIA S, GHARAGHANIAB A, et al., 2020. Effects of bicarbonate induced iron chlorosis on photosynthesis apparatus in grapevine [J]. Sci Hortic, 270 (12): 109427.

SHI DC, YIN LJ, 1993. Difference between salt (NaCl) and alkaline (Na_2CO_3) stresses on *Puccinellia tenuiflora* (Griseb.) Scribn. et Merr. plants [J]. Acta Bot Sin, 35 (2): 144-149. [石德成，殷丽娟，1993．盐（NaCl）与碱（Na_2CO_3）对星星草胁迫作用的差异[J]．植物学报，35(2)：144-149.]

SMIRNOFF N, 1993. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation [J]. New Phytol, 125(1): 27-58.

SMIRNOFF N, CUMBES QJ, 1989. Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes [J]. Phytochemistry, 28(4): 1057-1060.

STOKES TR, GRIFFITHS PA, 2019. An overview of the Karst Areas in British Columbia, Canada [J]. Geosci Can, 46(1): 49-66.

TERENTYEV VV, ZHARMUKHAMEDOV SK, 2020. Evolutionary loss of the ability of the photosystem I primary electron donor for the redox interaction with Mn-bicarbonate complexes [J]. Biochemistry, 85(6): 697-708.

TIAN H, CHEN Y, Zhu N, et al., 2020. Effect of *Broussonetia papyrifera* silage on the serum Indicators, hindgut parameters and fecal bacterial community of Holstein heifers[J]. AMB Express, 10(1): 197.

TIKHONOV K, SHEVELA D, KLIMOV VV, et al., 2018. Quantification of bound bicarbonate in photosystem II [J]. Photosynthetica, 56(1): 210-216.

WU YY, LIU CQ, LI PP, et al., 2009. Photosynthetic characteristics involved in adaptability to karst soil and alien invasion of paper mulberry (*Broussonetia papyrifera* (L.) Vent.) in comparison with mulberry (*Morus alba* L.) [J]. Photosynthetica, 47(1): 155-160.

WU YY, XING DK, LIU Y, 2011. The characteristics of bicarbonate used by plants [J]. Earth & Environ, 39 (2): 273-277. [吴沿友，邢德科，刘莹，2011．植物利用碳酸氢根离子的特征分析[J]．地球与环境，39(2)：273-277.]

YAN GC, FAN XP, TAN L, et al., 2020. Exogenous silicon effectively enhances salt stress resistance of rice by upregulating antioxidant enzymes activities and expression of genes related to Na/K homeostasis [J]. Plant Nutr Fert Sci, 26 (11): 1935-1943. [闫国超，樊小平，谭礼，等，2020．盐胁迫下添加外源硅提高水稻抗氧化酶活性与钠钾平衡相关基因表达[J]．植物营养与肥料学报，26(11)：1935-1943.]

YUAN ZB, MOU CH, WANG B, et al., 2020. Effects of mixed salt stress of NaCl and $NaHCO_3$ on physiological characteristics of *Iris lactea* var. *chinensis* seedlings [J]. J Zhejiang Agric Sci, 61(1): 91-95+98. [袁泽斌，牟昌红，王波，等，2020．NaCl 和 $NaHCO_3$ 混合盐胁迫对马蔺幼苗生理特性的影响[J]．浙江农业科学，61(1)：91-95+98.]

ZHANG C, WANG JL, PU JB, et al., 2012. Bicarbonate daily variations in a karst river: the carbon sink effect of subaquatic vegetation photosynthesis [J]. Acta Geol Sin, 86(4): 973-979.

ZHANG L, 2010. Research of response to salt stress and the mechanism of salt-tolerance on three *Nitraria* species [D]. Beijing: China academy of forestry science: 56-66. [张丽，2010．3 种白刺对盐胁迫的响应及耐盐机理研究[D]．北京：中国林业科学研究院：56-66.]

ZHANG S, CHEN LH, DUAN BL, et al., 2000. Population differences in water-use efficiency of *Eucalyptus microtheca* seedlings under different watering regimes [J]. Physiol Plantarum, 108(2): 134-139.

ZHU H, ZU YG, WANG WJ, et al., 2009. Effects of proline on plant growth under different stress conditions [J]. J NE For Univ, 37(4): 86-89. [朱虹，祖元刚，王文杰，等，2009．逆境胁迫条件下脯氨酸对植物生长的影响[J]．东北林业大学学报，37(4)：86-89.]

ZHU JK, 2001. Plant salt tolerance[J]. Trends Plant Sci, 6(2): 66-71.

ZOU Q, 2003. Laboratory procedure of Plant Physiology [M]. Beijing: China Agricultural Press: 110-114. [邹琦，2003．植物生理学实验指导 [M]．北京：中国农业出版社：110-114.]